

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE
DE L'APPRENTISSAGE
FRÉQUENCE-DÉPENDANT
CHEZ LE MOINEAU DU JAPON
(*LONCHURA STRIATA DOMESTICA*)

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
BAPTISTE GONELLA

AOÛT 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier chaleureusement mon directeur de recherche monsieur Luc-Alain Giraldeau qui m'a offert l'opportunité de découvrir le milieu de la recherche au sein de son laboratoire. Je lui suis particulièrement reconnaissant de m'avoir dirigé tout au long de ma maîtrise et de m'avoir dispensé avec simplicité et grande humanité tous ses précieux conseils. Son aimable accueil à mon arrivée à Montréal, son aide pour mon installation et son écoute bienveillante à chaque fois que besoin ont aussi contribué à faciliter mon intégration au Québec.

Je souhaite également remercier bien sincèrement Carolyn L. Hall, agente de recherche de mon directeur. Sa grande patience et ses innombrables commentaires m'ont aidé dans l'apprentissage de la rédaction de documents en anglais scientifique. Son soutien moral a été très important pour moi dans les moments de doute tout au long de ces mois de travail.

Un grand merci à Denis Réale qui m'a conseillé au niveau des analyses statistiques. Son aide a été très précieuse dans le traitement de ces données complexes.

Un remerciement spécial aux chercheurs de l'Université McGill qui nous ont gracieusement fourni les moineaux et à tous les employés de l'animalerie de l'UQAM qui m'ont permis de réaliser mes expériences dans le plus grand confort, sans avoir à me préoccuper des questions quotidiennes de maintien en captivité des moineaux.

Pour terminer, je voudrais remercier toute ma famille et mes amis qui m'ont soutenu tout au long de ma maîtrise.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	i
TABLE DES MATIÈRES	iii
LISTE DES FIGURES	ii
LISTE DES TABLEAUX.....	ii
RÉSUMÉ	vii
INTRODUCTION	1
0.1 La vie en groupe et l'influence des congénères	1
0.2 La notion de fréquence-dépendance au sein d'un groupe.....	2
0.3 Le jeu producteur-chapardeur	4
0.4 L'apprentissage dans un contexte d'approvisionnement	6
0.5 L'apprentissage fréquence-dépendant	7
0.6 Le pool de compétences.....	9
0.7 Objectifs.....	10
CHAPITRE I: AN EXPERIMENTAL TEST OF FREQUENCY-DEPENDENT LEARNING IN BENGALIAN FINCHES (<i>LONGCHURA STRIATA DOMESTICA</i>). 12	
1.1 Abstract.....	13
1.2 Introduction.....	15
1.3 Methods.....	17
1.3.1 Subjects and apparatus	17
1.3.2 Procedure	19
1.3.3 Statistical analysis.....	22
1.4 Results	25
1.4.1 Group learning phase	25
1.4.2 Individual testing	31
CONCLUSION.....	37
2.1. Notre contribution à la théorie de l'apprentissage fréquence-dépendant.....	37

2.2. Implications pour les études futures	38
ANNEXES.....	42
3.1 Annex A	42
3.2 Annex B	43
RÉFÉRENCES	44

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1.a Experimental apparatus. b: Patch.....	19
1.2 Change in preference score during the group learning phase	27
1.3 Effect of scrounging on preference score	28
1.4 Number of birds that have learned or not in the CR and PR treatments.....	30

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Final GLMM with binomial distribution for scrounging behavior during the group learning phase for 8 flocks of 5 <i>L. striata</i>	25
1.2 Final GLMM with binomial distribution for preference score during the group learning phase for 8 flocks of 5 <i>L. striata</i>	26
1.3 Final GLMM with binomial distribution for the number of individuals that learned during the group learning phase for 8 flocks of 5 <i>L. striata</i>	29
1.4 Final LMM for the intra-flock coefficient of variation of scrounging use during the group learning phase for 8 flocks of 5 <i>L. striata</i>	29
1.5 Final GLMM with binomial distribution for the color of the first 10 patches visited during the individual test for 29 <i>L. striata</i>	31

RÉSUMÉ

L'apprentissage individuel, par lequel les individus acquièrent de l'information à partir de leur propre comportement, est généralement étudié sur des sujets isolés. Cependant, cette approche oublie la multitude d'impacts que peuvent avoir les interactions sociales sur l'apprentissage individuel. La théorie de l'apprentissage fréquence-dépendant prédit qu'au sein d'un groupe, les individus qui ont déjà appris une compétence permettant la découverte de nourriture, empêcheront les autres membres du groupe d'apprendre en diminuant leurs opportunités de découverte et en leur fournissant la possibilité de se joindre aux découvertes des autres (chaparder) plutôt que d'apprendre à chercher par eux-mêmes (produire). Nous avons émis l'hypothèse que lorsqu'une tâche nécessitait plus de temps pour les premiers individus à la maîtriser, les effets fréquence-dépendants auraient un impact moindre sur les autres membres du groupe, leur laissant alors une plus grande opportunité d'apprendre. Nous avons exposé huit groupes de cinq moineaux du Japon à deux traitements dans lesquels la couleur indiquait ou non la présence de nourriture dans une parcelle. Dans un traitement, l'association nourriture-couleur devait se faire plus rapidement car la couleur prédisait la présence de nourriture avec certitude (renforcement continu 1,0). Dans l'autre traitement, cette association devait se faire plus lentement car la couleur prédisait avec une probabilité plus faible la présence de nourriture (renforcement partiel 0,5). Nous nous attendions à ce que les effets fréquence-dépendants sur l'apprentissage soient plus faibles dans le traitement partiel, et qu'en conséquence il y aurait plus d'individus qui auraient l'occasion d'apprendre l'association nourriture-couleur. Nous avons également prédit que les individus ayant appris l'association auraient alors l'occasion de se spécialiser davantage dans le rôle de producteur alors que ceux n'ayant pas encore appris n'auraient pas d'autre choix que de chaparder les découvertes des autres, ce qui se manifesterait alors par une plus grande spécialisation des rôles producteur et chapardeur dans le traitement continu. Nos résultats ne montrent aucun effet significatif du traitement sur le nombre d'individus ayant appris la tâche ou sur le degré de spécialisation dans les rôles de producteur et chapardeur. Ils montrent cependant que les individus qui chapardaient plus avaient aussi formé une plus faible association couleur-nourriture, un élément attendu de l'apprentissage fréquence-dépendant. Néanmoins, nous ne sommes pas en mesure de conclure que les effets fréquence-dépendants sur l'apprentissage étaient plus faibles lorsque l'association était plus longue à maîtriser. Nous pensons que les effets fréquence-dépendants auraient pu être plus forts si l'apprentissage avait requis l'acquisition d'une nouvelle tâche motrice plutôt qu'une simple association. De plus, il demeure envisageable que des facteurs comme l'apprentissage social aient pu évoluer pour contrer les effets négatifs proposés par la théorie de l'apprentissage fréquence-dépendant.

Mots-clés : Apprentissage fréquence-dépendant, vie en groupe, spécialisation, jeu producteur-chapardeur, *Lonchura striata domestica*.

INTRODUCTION

0.1 La vie en groupe et l'influence des congénères

La vie en groupe est un phénomène répandu dans le monde animal et qui crée des pressions de sélection sur les individus différentes de celles sur les individus vivant en solitaire. En effet, la vie en groupe peut imposer des coûts pour les membres d'un groupe, tels que de la compétition. On distingue la compétition par interférence, qui se fait de manière directe au travers d'interactions physiques entre compétiteurs, de la compétition par exploitation, qui se fait de manière indirecte en diminuant la quantité de ressources disponibles pour le reste du groupe (Nicholson, 1954). La compétition par interférence peut s'illustrer par les combats entre éléphants de mer pour l'accès aux femelles (Le Boeuf, 1974) tandis que la compétition par exploitation peut s'illustrer lorsque, par exemple, un oiseau découvre une parcelle de nourriture et que des congénères se joignent à lui pour manger (Sol *et al.*, 1998).

Mais la vie en groupe peut également offrir des bénéfices aux individus, tels qu'une meilleure protection contre les prédateurs (*e.g.* effet de dilution, Hamilton, 1971) ou la possibilité de collaborer à la capture des proies plus imposantes (Pulliam & Caraco, 1985). La vie en groupe permet aussi aux individus de pouvoir partager rapidement des informations pertinentes à la recherche et à la découverte de nourriture dans leur environnement. En effet, au sein d'un groupe d'individus cherchant à se nourrir, le comportement des uns peut générer de l'information publique (Valone, 1989) qui pourra être utilisée par les autres pour augmenter leurs chances de trouver de la nourriture. Templeton et Giraldeau (1996) ont, par exemple, montré que des étourneaux couplés à un congénère fournissant beaucoup d'information

échantillonnait moins de parcelles que lorsqu'il était couplé à un congénère fournissant peu d'information. Ainsi, le comportement d'un individu au sein d'un groupe est fortement affecté par la présence de congénères, qui auront une multitude d'effets positifs ou négatifs sur l'aptitude d'un individu.

0.2 La notion de fréquence-dépendance au sein d'un groupe

Parmi les avantages et inconvénients que peut avoir la vie en groupe sur un individu, la présence de congénères peut également créer des effets fréquence-dépendants. Ces effets apparaissent lorsqu'un individu doit tenir compte du comportement de ses congénères pour adopter le comportement qui lui sera le plus favorable. Plus formellement, une situation de fréquence-dépendance se produit lorsque la conséquence que retirera un individu en adoptant un comportement particulier dépend du nombre d'individus ayant déjà adopté ce comportement au sein du groupe.

La fréquence-dépendance peut s'illustrer lorsqu'un troupeau de proies doit surveiller les alentours tout en s'approvisionnant. La vigilance et l'approvisionnement sont généralement perçus comme étant mutuellement incompatibles (Bednekoff & Lima, 1998). De ce fait, si la totalité des individus décident de chercher de la nourriture et de manger, alors la vigilance devient déficiente et chaque individu voit ses probabilités de se faire attaquer par un prédateur augmenter. Si, au contraire, tous les individus décident de surveiller les alentours, alors ils sont peu à risque de prédation mais aucun ne s'approvisionne. Ce dilemme impose donc à chaque individu de tenir compte du nombre d'individus qui s'adonnent déjà à la vigilance et à l'approvisionnement, afin d'adopter le comportement qui lui offrira la plus grande sécurité contre la prédation tout en profitant du plus grand bénéfice alimentaire.

Aussi, on dira que ces deux stratégies sont négativement fréquence-dépendantes car chacune fait mieux que l'autre quand elle est peu représentée par rapport à l'autre. Autrement, plus il y a d'individus qui surveillent les alentours, plus il devient payant de profiter de cette vigilance pour s'approvisionner et a contrario, plus il y a d'individus qui décident de manger et de négliger la vigilance, plus il est payant de surveiller les alentours pour sa propre sécurité.

La fréquence-dépendance est aussi très marquée lorsqu'on s'intéresse uniquement à la phase d'approvisionnement. La distribution libre idéale est un moyen d'illustrer les dynamiques fréquence-dépendantes que les individus exercent les uns sur les autres (Fretwell & Lucas, 1970). Elle intervient lorsque les individus d'un groupe tentent de s'éloigner les uns des autres le plus possible afin de minimiser la compétition par exploitation entre eux pour la nourriture. Cette théorie prédit que la part des consommateurs sur une parcelle est proportionnelle à la proportion de ressources qu'elle offre. Autrement dit, pour un groupe exploitant deux parcelles A et B, si la parcelle A offre deux fois plus de nourriture que la parcelle B, alors il devrait y avoir deux fois plus d'individus s'approvisionnant sur la parcelle A que sur la parcelle B. La fréquence-dépendance se produira dès l'arrivée d'un deuxième individu puisque chaque individu devra estimer la parcelle la plus rentable à exploiter selon la répartition des autres individus entre les deux parcelles. Dans ce mémoire, nous nous intéresserons à deux formes de fréquence-dépendance lors de l'approvisionnement, le jeu producteur-chapardeur et l'apprentissage fréquence-dépendant.

0.3 Le jeu producteur-chapardeur

Lors de l'approvisionnement, les individus peuvent choisir de chercher par eux-mêmes de la nourriture ou se joindre à la nourriture qui aura été découverte par un autre membre du groupe. La théorie évolutive des jeux (Maynard Smith, 1984) permet de déterminer la stratégie évolutivement stable (SÉS), *i.e.* la stratégie qui, une fois installée au sein du groupe ou de la population, ne peut pas être détrônée par une stratégie alternative. Si les individus sont capables de chercher de la nourriture tout en se surveillant mutuellement, alors la SÉS peut être déterminée en utilisant le modèle du *partage d'information* (Clark & Mangel, 1984). Ce modèle prédit que tous les autres membres du groupe se joindront à lui puisqu'il n'y a aucun avantage à ne pas le faire. Par contre, s'il y a une incompatibilité entre chercher de la nourriture et surveiller ses congénères, alors la SÉS peut être déterminée en utilisant le modèle du *jeu producteur-chapardeur* (Barnard & Sibly, 1981). Dans ce modèle, les individus doivent choisir d'investir dans la recherche de nourriture par eux-mêmes (produire) ou dans l'exploitation des découvertes des autres (chaparder).

Le rendement de chaque stratégie (producteur ou chapardeur) est dit négativement fréquence-dépendant car chaque stratégie fait mieux que l'autre lorsqu'elle est rare, c'est-à-dire que le rendement de chaque stratégie sera d'autant plus élevé qu'il y aura peu d'individus qui l'utilisent. D'autre part, les deux stratégies coexistent car aucune n'est plus avantageuse que l'autre en tout temps. Autrement dit, la stratégie producteur tout comme la stratégie chapardeur ne sont pas des SÉS car elles se détrônent mutuellement. En effet, un groupe composé uniquement de chapardeurs mourrait de faim et un groupe composé uniquement de producteurs serait vulnérable face à l'arrivée de chapardeurs qui se contenteraient de manger les découvertes des producteurs (Giraldeau, 2005). Ainsi, la SÉS du jeu producteur-chapardeur est mixte car elle comporte une fraction de producteurs et une fraction de chapardeurs. On peut

arriver à cette SÉS mixte de différentes manières (Vickery *et al.*, 1991). Les individus pourraient soit tous adopter une stratégie pure (toujours producteur ou toujours chapardeur), soit tous adopter une stratégie mixte (ils alterneraient entre producteur et chapardeur au cours du temps), ou encore, on pourrait imaginer que le groupe puisse être composé d'un mélange d'individus ayant adopté une stratégie pure et d'individus ayant adopté une stratégie mixte.

La SÉS peut être influencée par des facteurs sociaux et écologiques (Afshar & Giraldeau, 2014). En effet, le chapardage serait favorisé par différents facteurs comme l'accroissement de la taille du groupe (Caraco & Giraldeau, 1991 ; Vickery *et al.*, 1991), de la richesse d'une parcelle (Vickery *et al.*, 1991), ou encore du coût de production (Giraldeau *et al.*, 1994), alors qu'il serait freiné par l'augmentation de la part dédiée au découvreur (Caraco & Giraldeau, 1991 ; Vickery *et al.*, 1991).

L'apprentissage joue un rôle très important dans le jeu producteur-chapardeur et plus largement dans un contexte d'approvisionnement en groupe. En effet, certains individus sont capables d'apprendre une certaine compétence pour découvrir de la nourriture tandis que d'autres apprennent plutôt à suivre et à chaparder les découvertes d'un individu. L'apprentissage est donc largement répandu lors de l'approvisionnement en groupe et il est alors légitime de s'intéresser à l'apprentissage des individus dans ce contexte lorsqu'on souhaite étudier les prises de décision comportementale d'un individu.

0.4 L'apprentissage dans un contexte d'approvisionnement

On divise généralement l'apprentissage en apprentissage individuel et en apprentissage social. L'apprentissage individuel a lieu lorsqu'un individu acquiert un comportement à la suite d'une interaction personnelle avec son environnement alors que l'apprentissage social a lieu lorsque l'acquisition de ce comportement provient de l'information générée par le comportement des autres (Giraldeau & Caraco, 2000).

L'apprentissage individuel peut donc avoir lieu au sein d'un groupe mais aussi chez un individu isolé alors que l'apprentissage social ne peut se produire qu'en présence d'au moins un autre individu. Pour que l'apprentissage social puisse exister, les individus doivent laisser des indices de leur présence ou de leur activité. Cette information obtenue en observant des congénères est alors qualifiée d'information publique (Valone, 1989). La présence de congénères pourra favoriser l'expression d'un comportement déjà présent dans le répertoire d'un individu, on parlera de facilitation sociale (*e.g.* Drapier *et al.*, 2003), ou à s'intéresser à une caractéristique particulière de son environnement ou à un endroit particulier par un mécanisme d'accentuation de l'objet ou locale (*e.g.* Galef & Wigmore, 1983). L'observation de congénères pourra aussi favoriser l'acquisition d'un nouveau comportement en imitant leurs gestes (*e.g.* Whiten, 1998) ou permettre d'estimer plus fidèlement la qualité d'un partenaire, d'un habitat, ou encore d'une parcelle (*e.g.* Templeton & Giraldeau, 1996).

Bien que l'apprentissage individuel soit possible au sein d'un groupe, la plupart des études sur l'apprentissage individuel se font sur des individus isolés (*e.g.* Templeton, 1998 ; Webster & Lefebvre, 2000 ; Boogert *et al.*, 2006 ; Katsnelson *et al.*, 2011) et ne tiennent généralement pas compte des interactions sociales au sein d'un groupe

affectant l'apprentissage individuel d'un individu (Giraldeau & Caraco, 2000). Quelques chercheurs se sont cependant employés à étudier les interactions sociales pouvant affecter l'apprentissage individuel d'un individu. Par exemple, Courant et Giraldeau (2008) ont montré qu'un congénère pouvait avoir un effet néfaste sur la formation d'une image de recherche de proie cryptique chez un individu. Aussi, Giraldeau et Lefebvre (1987) ont trouvé que seulement quelques individus au sein d'un groupe qui s'approvisionnaient avaient appris à retourner les couvercles des parcelles de nourriture pour manger pendant que le reste du groupe chapardait leurs découvertes (voir aussi Keynan *et al.*, 2015). Une fois ces individus retirés du groupe, les autres membres étaient pourtant capables d'apprendre cette compétence. Giraldeau et Lefebvre (1987) ont alors émis l'hypothèse que le chapardage pouvait interférer avec l'apprentissage et l'ont ensuite démontré avec des paires d'individus isolés, comprenant un tuteur et un observateur. Ce résultat a ensuite été confirmé par Giraldeau et Templeton (1991). Une autre étude s'est intéressée à l'acquisition d'une préférence de couleur lorsque des individus s'approvisionnaient en groupe, et a montré que l'apprentissage était lié à une expérience positive avec la recherche de nourriture et non à une expérience positive avec le chapardage (Ilan *et al.* 2013). Ainsi, les interactions interindividuelles au sein d'un groupe affectent le comportement que choisira d'adopter un individu mais aussi son apprentissage et c'est dans ce contexte que Giraldeau (1984) a proposé la théorie de l'apprentissage fréquence-dépendant.

0.5 L'apprentissage fréquence-dépendant

Même si l'apprentissage individuel ne repose pas sur de l'information publique laissée par des congénères, ces derniers peuvent néanmoins l'influencer. Courant et Giraldeau (2008) ont montré que la présence d'un congénère entravait la formation

d'une image de recherche de proie cryptique. Giraldeau (1984) a proposé la théorie de l'apprentissage fréquence-dépendant, qui suggère que l'apprentissage au sein d'un groupe pourrait être négativement fréquence-dépendant. Les individus s'approvisionnant en groupe peuvent généralement chercher de la nourriture par eux-mêmes ou se joindre à celui qui en aura découvert. D'après la loi de l'effet (Thorndike, 1911), celui qui découvre une source de nourriture à la suite d'un comportement particulier aura une plus grande probabilité de reproduire ce comportement et donc de découvrir une autre source similaire alors qu'un individu qui se joindra à une découverte aura une plus grande probabilité de se joindre à de nouvelles découvertes. Ainsi, la présence d'individus ayant déjà appris à chercher de la nourriture et leur efficacité affectent le nombre d'opportunités d'apprendre disponibles pour les autres membres du groupe, et l'apprentissage est alors qualifié de fréquence-dépendant (Giraldeau, 1984).

Il existe trois sources à l'origine de la fréquence-dépendance limitant l'apprentissage des individus en groupe (Giraldeau, 1984 ; Giraldeau & Caraco, 2000). La première correspond à la réduction du temps d'exploration. Pour un temps imparti à la recherche de nourriture, plus un individu passe de temps à se joindre aux découvertes des autres et moins il a de temps pour chercher de la nourriture par lui-même, ce qui réduit donc son temps d'apprentissage individuel. La deuxième source de fréquence-dépendance correspond à la diminution des opportunités de récompenses. Pour un nombre fini de sources de nourriture, les opportunités d'apprendre pour un individu se réduisent à mesure que le nombre d'individus qui ont appris augmente. Enfin, la troisième source de fréquence-dépendance correspond aux associations secondaires. Si une ressource découverte est partageable parmi les membres du groupe, alors les individus qui s'y joignent sont aussi récompensés, mais sans avoir accompli l'action menant à la découverte de nourriture. Ils sont alors plus enclins à associer la récompense au découvreur ou au lieu plutôt qu'au comportement du découvreur

l'ayant mené à cette récompense. Ainsi, l'apprentissage ne serait pas homogène au sein d'un groupe mais plutôt disparate avec quelques individus ayant appris à découvrir des sources de nourriture en fournissant aux autres la possibilité de manger sans apprendre à chercher.

0.6 Le pool de compétences

Plus les individus ayant appris seraient bons et plus les différences d'apprentissage interindividuelles seraient magnifiées et susceptibles d'engendrer un pool de compétences, *i.e.* un groupe formé d'individus chacun spécialisé dans la recherche d'un type de nourriture (Giraldeau, 1984). En effet, l'apprentissage fréquence-dépendant empêcherait certains individus d'apprendre dans un contexte particulier, mais pourrait dans un autre, favoriser leur apprentissage et empêcher celui des autres. Ainsi, différentes compétences seraient apprises par différents individus au sein d'un même groupe. Les résultats de Giraldeau et Lefebvre (1986) soutiennent cette théorie et ont montré que des pigeons qui avaient appris à découvrir de la nourriture en retirant un certain type de couvercle dans un traitement n'avaient pas appris à découvrir de la nourriture dans un autre traitement avec des couvercles différents et que les individus qui s'étaient joints aux découvertes de nourriture dans un traitement s'étaient mis à découvrir de la nourriture dans un autre. Un pool de compétences aurait principalement deux avantages pour les individus. Ils pourraient avoir accès à une plus grande diversité et quantité de sources de nourriture et ils pourraient augmenter leur spécialisation dans la recherche d'un type de nourriture particulier (Giraldeau, 1984).

0.7 Objectifs

Dans le cadre de cette étude, nous testons expérimentalement la théorie de l'apprentissage fréquence-dépendant en faisant varier le temps d'acquisition d'une tâche dans un contexte de jeu producteur-chapardeur. En effet, plus une tâche serait rapide à apprendre, plus les individus qui l'apprendraient deviendraient rapidement bons et diminueraient les opportunités d'apprendre pour le reste du groupe tout en leur fournissant un maximum d'opportunités de chaparder. La fréquence-dépendance devrait donc avoir un effet important sur l'apprentissage des individus au sein du groupe. Cependant, face à une tâche plus longue ou ardue à apprendre, les individus devraient mettre plus de temps à la maîtriser et seraient donc moins efficaces à réduire les opportunités d'apprendre pour les autres en leur fournissant moins d'opportunités de chaparder. Pendant ce temps, tous les autres membres du groupe profiteraient des mêmes opportunités d'apprendre de sorte que la fréquence-dépendance aurait un effet moins marqué sur l'apprentissage des individus du groupe.

Pour investiguer la force de la fréquence-dépendance sur l'apprentissage des individus au sein d'un groupe, nous avons utilisé deux traitements comportant deux échelles de renforcement différentes. Une échelle de renforcement est un outil utilisé en psychologie pour affecter la vitesse d'acquisition d'une association et nous savons que l'acquisition d'une association est plus rapide pour des échelles fixes ou continues que pour des échelles partielles ou variables (Jenkins & Stanley, 1950). En effet, un individu qui est récompensé après chaque bonne réponse est capable d'apprendre rapidement à associer son choix à la récompense qu'il obtient. A contrario, un individu récompensé après un nombre variable de réponses correctes aura besoin de plus d'expériences avant d'apprendre à associer son choix et la récompense.

Dans notre étude, nous avons utilisé des groupes de moineaux du Japon (*Lonchura striata domestica*). Ce moineau est la forme domestique du domino (*Lonchura striata*) et serait originaire de la sous-espèce *Lonchura striata swinhoi* (Svanberg, 2008). Le plumage est une combinaison de blanc, de marron, de gris et de noir, et varie d'un individu à l'autre, ce qui permet de les identifier sans marquage (Svanberg, 2008). C'est une espèce sociale (Eisner, 1960) où il n'y a quasiment pas de dimorphisme sexuel (Seki & Okanoya, 2008). Granivore, elle est facile à maintenir en captivité (Svanberg, 2008). Cet oiseau accorderait plus d'importance aux signaux visuels qu'auditifs (Seki & Okanoya, 2008), représentant ainsi un excellent choix pour des études dans lesquelles il faut apprendre à associer une couleur avec une récompense alimentaire.

Ainsi, d'après les effets négatifs fréquence-dépendants des uns sur les autres de la théorie de l'apprentissage fréquence-dépendant, nous avons émis la prédiction contre-intuitive que plus la tâche était rapide à apprendre, moins il y aurait d'individus qui l'apprendraient. Les individus qui apprendraient la tâche feraient de plus en plus de découvertes et finiraient par se spécialiser dans la production alors que ceux qui n'apprendraient pas la tâche n'auraient d'autre choix que de chaparder pour manger et se spécialiseraient donc dans le chapardage. Ainsi, nous avons aussi prédit que la spécialisation pour les stratégies d'approvisionnement serait plus forte avec le renforcement continu qu'avec le renforcement partiel.

CHAPITRE I: AN EXPERIMENTAL TEST OF FREQUENCY-DEPENDENT LEARNING IN BENGALESE FINCHES (*LONCHURA STRIATA DOMESTICA*)

Cette section est présentée sous la forme d'un article scientifique et sera soumise pour publication. Les auteurs sont Baptiste Gonella, Carolyn L. Hall et Luc-Alain Giraldeau.

1.1 Abstract

Individual learning, in which individuals acquire information generated by their own behaviour, is most often studied on isolated subjects. However, this approach ignores the many potential impacts of social interactions on individual learning. The theory of frequency-dependent learning predicts that the first individuals in a group that will learn a skill related to the discovery of food will prevent group members from learning by depleting their learning opportunities and providing them opportunities to join food discoveries (scrounge) rather than searching for food themselves (produce). We hypothesized that when a task took longer for the first individuals to learn, frequency-dependent effects would have a lower impact on the other group members, leaving them a greater opportunity to learn. We allowed eight flocks of five Bengalese finches to forage in one of two treatments where the color indicated the presence or absence of food. In one treatment, the food-color association should be formed faster because the color predicted food presence with certainty (Fast reinforcement treatment 1.0). In the other treatment, the food-color association should be formed more slowly because the color predicted food presence with less reliability (Slow reinforcement treatment 0.5). We predicted that the frequency-dependent effects on learning would be weaker in the Slow treatment, and therefore that more individuals would have the opportunity to learn the food-color association. We also predicted that those individuals who learned the association would then specialize more on producing while those that did not learn the association would specialize on scrounging discoveries from others, and that we would therefore see stronger evidence of specialization in foraging tactics within groups in the Fast treatment. Our results show no significant effect of treatment on the number of individuals that learned the task or on the degree of specialization in foraging tactic use. However, they do show that individuals who scrounged more developed a weaker food-color association, an important component of frequency-dependence learning. Nonetheless,

we did not find any evidence that frequency-dependent effects on learning were weaker when the association took longer to master. We suggest that frequency-dependent effects might have been stronger if learning would have required a newer motor skill rather than a simple association. Moreover, it remains possible that factors such as social learning could have evolved to counteract the negative effects proposed by the theory of frequency-dependent learning.

Keywords: Frequency-dependent learning, group living, specialization, producer-scrounger game.

1.2 Introduction

Learning allows animals to gather, store and recall information about changes in their environment, allowing them to adaptatively adjust their behavior accordingly (Giraldeau & Caraco, 2000; Shettleworth, 2010). Most studies of learning in groups focus on social learning, which uses information generated by the behavior of others. On the other hand, most studies of individual learning, acquiring information generated by one's own behavior, focus on isolated individuals (*e.g.* Templeton, 1998; Webster & Lefebvre, 2000; Boogert *et al.*, 2006; Katsnelson *et al.*, 2011). This approach ignores the impact of social interactions within a group on an organism's individual learning (but see Courant & Giraldeau, 2008; Keynan *et al.*, 2015, 2016). In fact, the behavior of conspecifics likely has a strong influence on learning within groups, since they deplete resources (Beauchamp & Giraldeau, 1997) and hence the number of opportunities to learn, they share resources, allowing access to individuals that did not discover them (Vickery *et al.*, 1991), and they create confusion that may make it more difficult to detect important environmental cues (Giraldeau & Lefebvre, 1987; Beauchamp & Kacelnik, 1991; Lefebvre & Helder, 1997).

A study looking at the effect of the presence of a conspecific on the ability of individuals to detect cryptic prey has demonstrated that conspecifics can have a disruptive effect on search image acquisition and retention (Courant & Giraldeau, 2008). The theory of frequency-dependent learning (Giraldeau, 1984) predicts that group living will have negative frequency-dependent effects on individual learning. In a social foraging context, individuals looking for food can either search by themselves (produce) or join the food discoveries of others (scrounge). Individuals rewarded for producing will be positively reinforced for such behavior, resulting in a higher probability of performing that discovery behavior again (law of effect,

Thorndike E.L., 1911). Similarly, individuals that are rewarded for scrounging a food source will be positively reinforced for scrounging, and will therefore have a higher probability of doing so again. The presence of individuals that have learned to produce will therefore affect the learning opportunities available to other group members and will favor individual specialization in either producing or scrounging roles.

Assuming that finding food requires an individual to learn a skill by interacting with food patches, Giraldeau (1984) suggests three sources of negative frequency-dependent effects on individual learning when in a group. The first is the depletion of reward opportunities; the more some individuals become efficient at finding food sources, the more they will quickly deplete the environment and thereby decrease the opportunities for other group members to learn by discovering food for themselves. The second source of frequency-dependence is the depletion of exploration time as an individual spends more and more of its time scrounging, leaving less time for searching food itself and hence learning the producing skill. Finally, the third source is the acquisition of secondary associations that occurs when scrounging prevents an individual from establishing the relevant association between the producing skill and the food reward (Giraldeau & Lefebvre, 1987; Beauchamp & Kacelnik, 1991). Thus, the learning opportunities available to an individual, and therefore the probability that it learns a new foraging skill, will depend on the number and the skill level of other individuals in the group.

In this study, we manipulate the degree of frequency-dependent effects on learning by manipulating the ease with which individuals can learn a skill related to food finding. We hypothesized that if the skill can be mastered quickly, then the first few individuals that learn it would rapidly specialize on discovering food sources and would therefore impose the highest negative frequency-dependent effects on the

learning of other group members. Conversely, when a producing skill takes many repetitions to be mastered, it will take longer for the first individuals to become proficient and specialize in discovering food sources, therefore reducing the negative-frequency-dependence effects on the other members' learning.

We allowed groups of Bengalese finches (*Lonchura striata domestica*) to forage on patches of seeds where the color of the patch indicated the presence of food, so that the discovery skill required learning the correct association between patch color and food reward. To manipulate the time required to learn the skill we varied the reinforcement schedule; color preference is acquired after fewer repetitions in continuous reinforcement (Fast) schedules, in which the behavior is rewarded 100% of the time, than partial reinforcement (Slow) schedules, in which the behavior is rewarded less than 100% of the time (Jenkins & Stanley, 1950). Frequency-dependent learning theory predicts that fewer birds would learn in the Fast treatment than in the Slow treatment and that birds that learned would specialize in producing while those that failed to learn the skill would specialize on scrounging, so that role specialization would be greater in the Fast than in the Slow treatments.

1.3 Methods

1.3.1 Subjects and apparatus

We used 40 adult female Bengalese finches, a small Southeast Asian estrildid finch. The species is social, granivorous and shows no sexual dimorphism (Seki & Okanoya, 2008; Svanberg, 2008). Except the important behavior dimorphism between males and females in the singing behavior with males singing complex songs

and females not singing at all, males and females tend to equally use visual cues in discrimination tasks (Seki & Okanoya, 2008). Individuals were easily recognized by variation in feather color patterns (Svanberg, 2008) and were also marked with two colored numbered leg rings. Our birds were obtained from the laboratory of McGill University and had not been used in any prior social foraging experiment. They were housed in cages measuring 174 x 51 x 50 cm, 6 or 7 individuals per cage, with *ad libitum* access to water, a mixture of millet seeds, and regular access to vegetables and a commercial cooked egg mixture. Room temperature was maintained at 24 ± 1 °C on a 12:12 h light cycle. The experiments were conducted from 2015-07-06 to 2015-09-13 within the UQAM animal care facility. All experimental procedures complied with the guidelines from Canadian Council for Animal Care and were approved under protocol 0315-C1R2-7120316 by the UQAM committee for animal care.

We randomly assigned birds to 8 flocks of 5 individuals. Each flock was kept in an indoor experimental apparatus (146 x 60 x 125 cm) consisting of 5 housing cages above an open area that could be accessed when opaque partitions were removed (Fig.1.a). Individuals had *ad libitum* access to water at all times and a bath one day per week. A 140 x 59 cm piece of wood containing 16 removable patches (Fig.1.b), spaced at 18 cm intervals, was placed on the floor below the experimental apparatus, and could be easily removed to allow the observer to refill empty patches. The board was hidden under an opaque sheet during the refilling process so that the birds could not see which patches were filled. A video camera captured the entire surface of the board during the experiment.

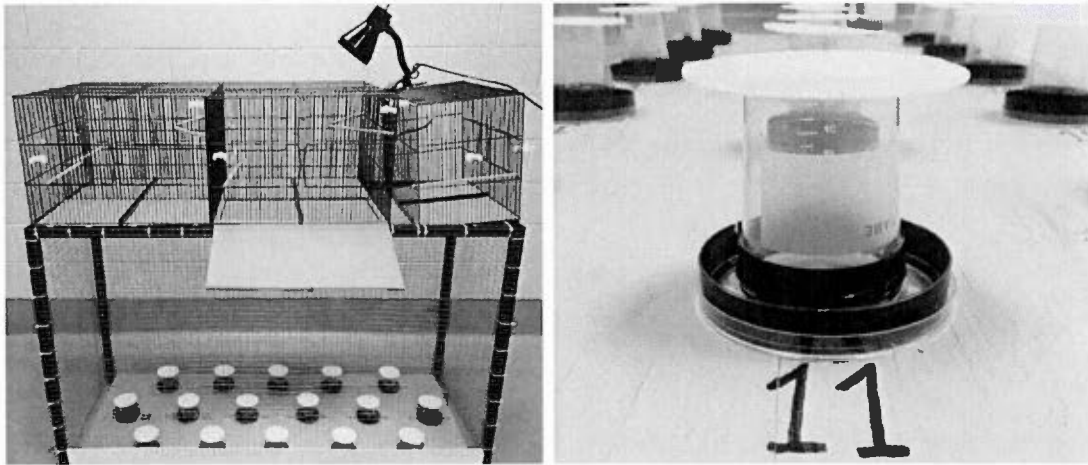


Figure 1.1.a: Experimental apparatus. The apparatus was divided in two parts, a large open area containing a foraging board and patches, and five individual housing cages. Passage between the two parts was allowed through the removable opaque partitions. b: Patch. Seeds were put in the ring between the edge of the Petri dish and the overturned pot. During the familiarization phase, black tape was used to make the edges of the Petri dish and pot opaque, so that the birds had to approach the patch in order to see inside. During the group learning and individual testing phases the black tape was replaced with colored tape (see Methods for details).

1.3.2 Procedure

We tested one flock per week, for a total of 8 weeks. Each flock experienced 3 experimental phases: familiarization, group learning, and individual testing (see Annex A). The familiarization and the individual testing were the same for all flocks. During the group learning phase, 4 flocks were assigned to a Fast reinforcement treatment and 4 flocks to a Slow reinforcement treatment (see Annex A). In the Fast reinforcement treatment, 2 randomly chosen patches were identified with the rewarding color and always contained 10 white millet seeds, while the remaining 14 patch locations were identified with the alternate color and never contained food. In the Slow reinforcement treatment, 4 randomly chosen patches were identified with

the rewarding color, only 2 of which contained 10 white millet seeds. The remaining 12 patches were identified with the alternate color and never contained food. The total number of seeds and the number of rewarding patches were thus the same between treatments, but only 50 % of the patches of the rewarding color contained food in the Slow reinforcement treatment while all of the patches of the rewarding color contained food in the Fast reinforcement treatment (see Annex A). We alternated between the Slow and Fast reinforcement treatments each week, and balanced the rewarding and alternate colors between flocks (see Annex B). The first flock foraged for 4 days on a different patch design and then started again from day 1 with a different pair of colors (see Annex B). In the fourth flock, one bird became ill during the experiment, so we ran the flock again with a naive replacement bird and different colors (see Annex B).

Familiarization lasted 3 days. The first day, the flock was placed into the experimental cage containing the foraging board with 16 food-containing black patches, and 4 spray millet branches, water dispensers and perches. Over the next 3 days, the observer (B.G.) gradually reduced the number of seeds in the patches until there were only 10 seeds in each of 2 patches. The spray millet branches and water dispensers were also removed, and replaced with water dispensers in the housing cages. During familiarization, the birds were trained to move back and forth between the open foraging area below and the housing cages above. To get individuals to return to their housing cages we turned the main lights off while shining a small light above the housing cages, as birds prefer to fly towards light. By the end of familiarization, the birds were trained to fly into the housing cages every 15 minutes. Once the birds were in their housing cage, any remaining seeds were removed from the foraging patches and board and 2 other randomly located patches were filled with millet seed while an opaque sheet prevented the birds from observing the location being filled. From day 2 to 5, birds were isolated one per housing cage with *ad*

libitum food from 15:30 until the food was removed at lights out at 21:00. This allowed them to progressively habituate to isolation. However, birds could still see each other and hear each other through the mesh of the housing cages, avoiding potential stress caused by a complete isolation.

The group learning phase took place on the fourth day and lasted for 60 trials. Trials started as soon as the lights came on. The observer filled 2 randomly chosen patches with 10 millet seeds, hiding the board under the opaque sheet. He then allowed the birds to access the foraging grid. A trial started as soon as one bird landed on the board and lasted 2 min, after which the birds were induced to return to their housing cages. The observer then replaced the separation partitions, cleaned the board, and, with the board hidden under the opaque sheet, refilled the patches of the rewarding color and placed them in new randomly assigned locations. We observed only one focal bird at each trial. The observation order was randomly chosen, with the constraint of observing each bird once in each 5-trial block (*e.g.* each bird was observed once in trials 1-5 and once in trials 6-10, etc.). We noted a 'produced patch' when the focal bird came within 5 cm of and craned its head into an unoccupied patch. We noted a 'scrounged patch' when the focal bird craned its head into a patch where at least one other bird was feeding from it. The group learning phase was divided into 6 series of 10 trials, with each series lasting around 30 min and a 45-min pause between each series.

The individual testing phase took place on the fifth day, the birds were given a short set of 10 group learning trials as a reminder, followed by a 45-min break, before a series of individual test trials. During the individual test, half of the patch locations were of the color that had been rewarding during the group learning phase and half were of the alternate color, but all patch locations were empty. Individuals were tested in random order, with the constraint that each bird was tested once in each 5-

trial block until it had completed the test. An individual test trial started as soon as the focal bird went down into the experimental cage and lasted 5 min, after which the bird was induced to return to its housing cage. The observer then randomly shuffled the empty patches color locations, with the board hidden under the opaque sheet. An individual test was completed when either: an individual had been through at least 3 trials and produced 30 patches, or it had completed 10 trials. Once a bird had completed its test it was induced to return to its home cage and fed some cooked egg mixture.

1.3.3 Statistical analysis

We used JWatcher (Blumstein & Daniel, 2007) to conduct all video analyses and then transferred the data to R version 3.3.1 (R Core Team, 2016) for statistical analysis. We removed one individual from flock 4 because it visited the grid only once during the 14 trials in which it was the focal bird. We analyzed the data with Generalized Linear Mixed Models (GLMM) and Linear Mixed Models (LMM) using the lme4 package (Bates *et al.*, 2015). We used AICc to determine the optimal fixed structure (bbmle package; Bolker *et al.*, 2016), and tested the significance of random effects using likelihood ratio tests (Pinheiro & Bates, 2000).

To examine the birds' scrounging behavior during the group learning phase, we used a GLMM with a binomial distribution in which the response variable was the proportion of patches visited that were found by scrounging. We defined the response variable as a 2-column matrix composed of the number of scrounged and produced patches. We included trial number, treatment and their interaction as fixed effects. We transformed trial using a z-score transformation, so the model intercept was at the

midpoint of the trials. The random error structure included individual identity and flock and allowed both intercepts and slopes to differ between individuals.

To examine the acquisition of preference over the course of the group learning trials we needed a way to take into account the difference between treatments in the probability that a bird foraging at random would encounter a patch of the rewarding color (0.125 in the fast reinforcement treatment and 0.25 in the slow reinforcement treatment). We therefore calculated a preference score for each individual. We first calculated a measure of preference by dividing the number of patches of the rewarding color produced by the total number of patches produced in the trial, then compared this to the random encounter probability for that treatment. If the preference was above the random probability the bird's preference was scored as 1, otherwise it scored 0. We removed from the analysis 158 trials in which the focal bird did not produce or scrounge any patches. We used a GLMM with a binomial distribution in which the response variable was the preference score. Because there was a wide range in the number of patches that a bird produced during each trial, and a preference score based on very few produced patches is less reliable than a preference score based on many produced patches, we used the total number of patches produced in each trial as a weight in our model. The fixed effects structure included trial number, treatment, use of scrounging (the individual intercepts extracted from the best model in the scrounging analysis), and their interactions. We z-scored trial and the individual scrounging intercepts. The random error structure included individual identity and flock and allowed both intercepts and slopes to differ between individuals.

We examined the effect of treatment on the number of birds who learned in two ways. First, we used the preference scores during the last half of the group learning phase to classify the birds as having learned or not. Since individuals were focal only

once every 5 trials, this gave us a maximum of 6 trials for each individual (some birds did not participate in all trials), and we excluded one individual that did not participate in at least 3 of the 6 trials. We classified individuals as having learned if all of their preference scores (n ranged from 3 to 6 scores per bird) were 1 and as not having learned otherwise. We then used a GLMM with a binomial distribution, with learned or not as the response variable, treatment as a fixed effect and flock as a random effect. Second, we looked at the final preferences acquired by the birds by analyzing their patch choice during the individual testing phase. Since there was wide variation between individuals in the number of patches produced (a range of 1 to 69) we analyzed only the first 10 produced patches, and excluded any bird that had produced fewer than 10 patches ($n = 11$). Since there was a wide variation in the number of patches visited per trial (0-33), we used patch number rather than trial number to look at temporal effects. We used a GLMM with a binomial distribution in which the response variable was the color of patch chosen, with a 1 if the patch was the rewarding color during the group learning phase and a 0 if it was the alternate color. We included patch number (coded as 0 through 9 so that the first patch visited represented the intercept), treatment, z-scored individual scrounging intercepts, and their interactions as fixed effects. The random error structure included individual identity and flock and allowed both intercepts and slopes to differ between individuals.

To examine whether birds specialized more within flocks that experienced the Fast reinforcement treatment we examined the within flock variation in scrounging behavior during the group learning phase. We calculated the coefficient of variation of the proportion of scrounging (the number of patches scrounged over the number of patches produced and scrounged for the focal bird in each trial) for each flock across sets of 5 consecutive trials (so that each bird was a focal in 1 trial). We then used an LMM, with this intra-flock coefficient of variation of scrounging as a response

variable, z-scored trial set, treatment, and their interaction as fixed effects, and flock as a random effect, allowing both intercept and slope to vary for flock.

1.4 Results

1.4.1 Group learning phase

The use of scrounging behavior did not differ between treatments (Treatment was excluded from the final model, Table 1) or change over time (Table 1). There were significant among individual differences in the absolute levels of scrounging use (Table 1: Bird intercept), but no individual differences in the change of scrounging over the course of the group learning phase (Table 1: Bird slope with trial).

Neither treatment nor its interaction with trial had an effect on the color preference score, and so both were excluded from the final model (Table 2). Birds increased their preference score for the rewarding color over trials (Table 2: Trial; Fig.2). However, birds that scrounged more often had a lower color preference score (Table 2: Scrounging; Fig.3). Individuals differed significantly in their preference score, and also in their rate of preference acquisition (Table 2: Bird intercept; Bird slope with trial).

Table 1.1: Final GLMM with binomial distribution for scrounging behavior during the group learning phase for 8 flocks of 5 *L. striata* (4 flocks in the Fast treatment and 4 flocks in the Slow treatment). Treatment and its interactions with trial were excluded during model selection using AIC.

Fixed effects	Estimate \pm SE	Z	P	
(Intercept)	-0.27 \pm 0.13	-2.10	0.036	
Trial	0.00 \pm 0.05	0.04	0.965	
Random effects	Variance \pm SD	LRT	d.f.	P
Bird (intercept)	0.55 \pm 0.74	159	1	< 0.001
Bird (slope with trial)	0.02 \pm 0.16	1.40	1	0.237
Flock (intercept)	0.00 \pm 0.00	0	1	1

N = 454 observations. The response variable was the proportion of patches visited that were found by scrounging, expressed as a 2-column matrix composed of the number of scrounged patches and number of produced patches.

Table 1.2: Final GLMM with binomial distribution for preference score during the group learning phase for 8 flocks of 5 *L. striata* (4 flocks in the Fast treatment and 4 flocks in the Slow treatment). Treatment and its interactions with scrounging or trial were excluded during model selection using AIC, as was the interaction between trial and scrounging.

Fixed effects	Estimate \pm SE	Z	P	
(Intercept)	2.89 \pm 0.31	9.17	< 0.001	
Trial	1.17 \pm 0.30	3.96	< 0.001	
Scrounging	-1.39 \pm 0.30	-4.69	< 0.001	
Random effects	Variance \pm SD	LRT	d.f.	P
Bird (intercept)	1.93 \pm 1.39	107	1	< 0.001
Bird (slope with trial)	2.12 \pm 1.46	48.5	1	< 0.001
Flock (intercept)	0.00 \pm 0.00	0	1	1

N = 388 observations. The response variable was the preference score, equal to 1 if the preference was higher than the expected preference for random sampling, 0 otherwise (see methods for details). Scrounging is the individual intercept for each individual from the model explaining scrounging behavior during the group learning phase.

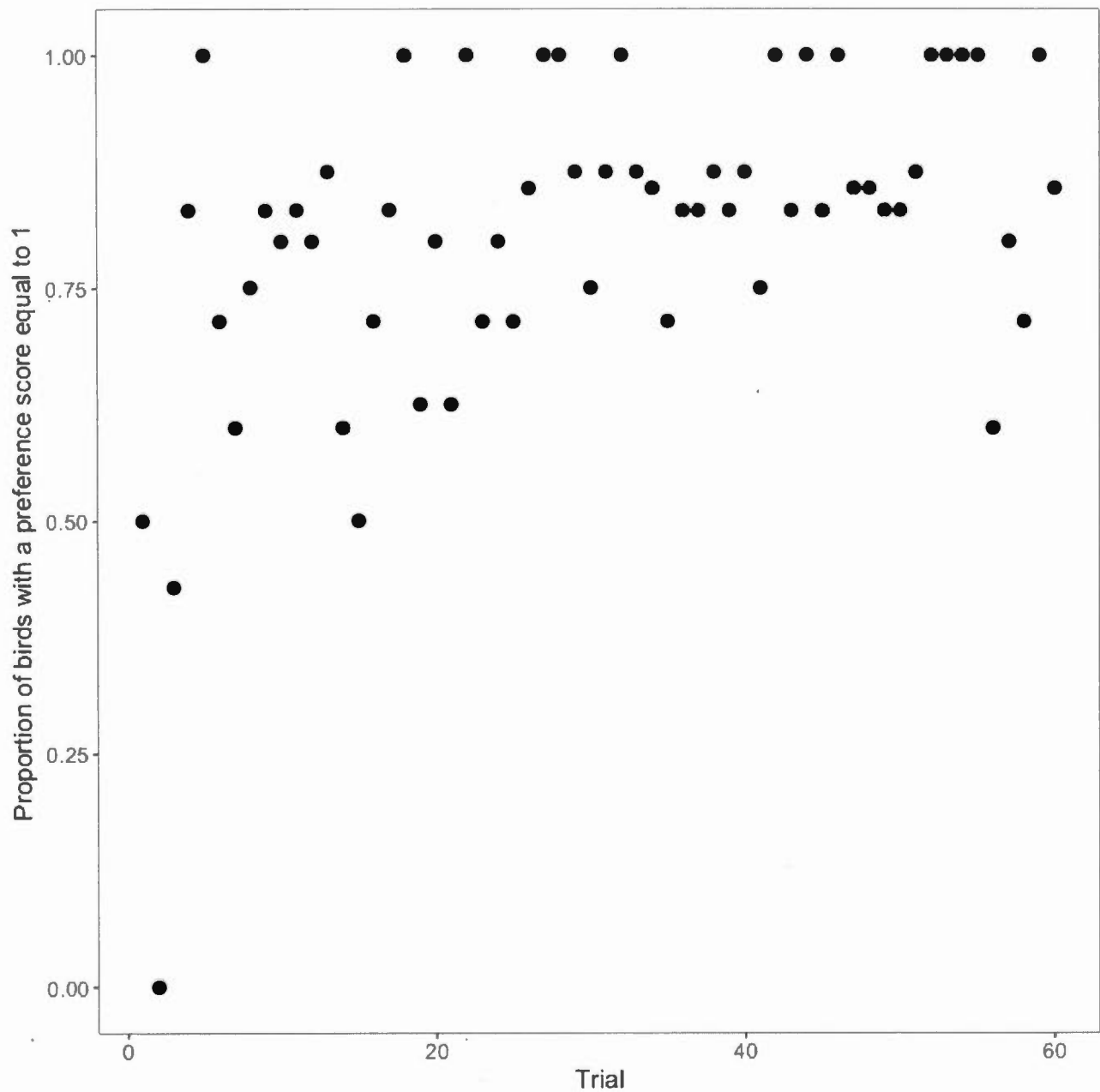


Figure 1.2: Change in preference score during the group learning phase. Each point represents the proportion of birds that exhibited a preference score of 1 for each trial.

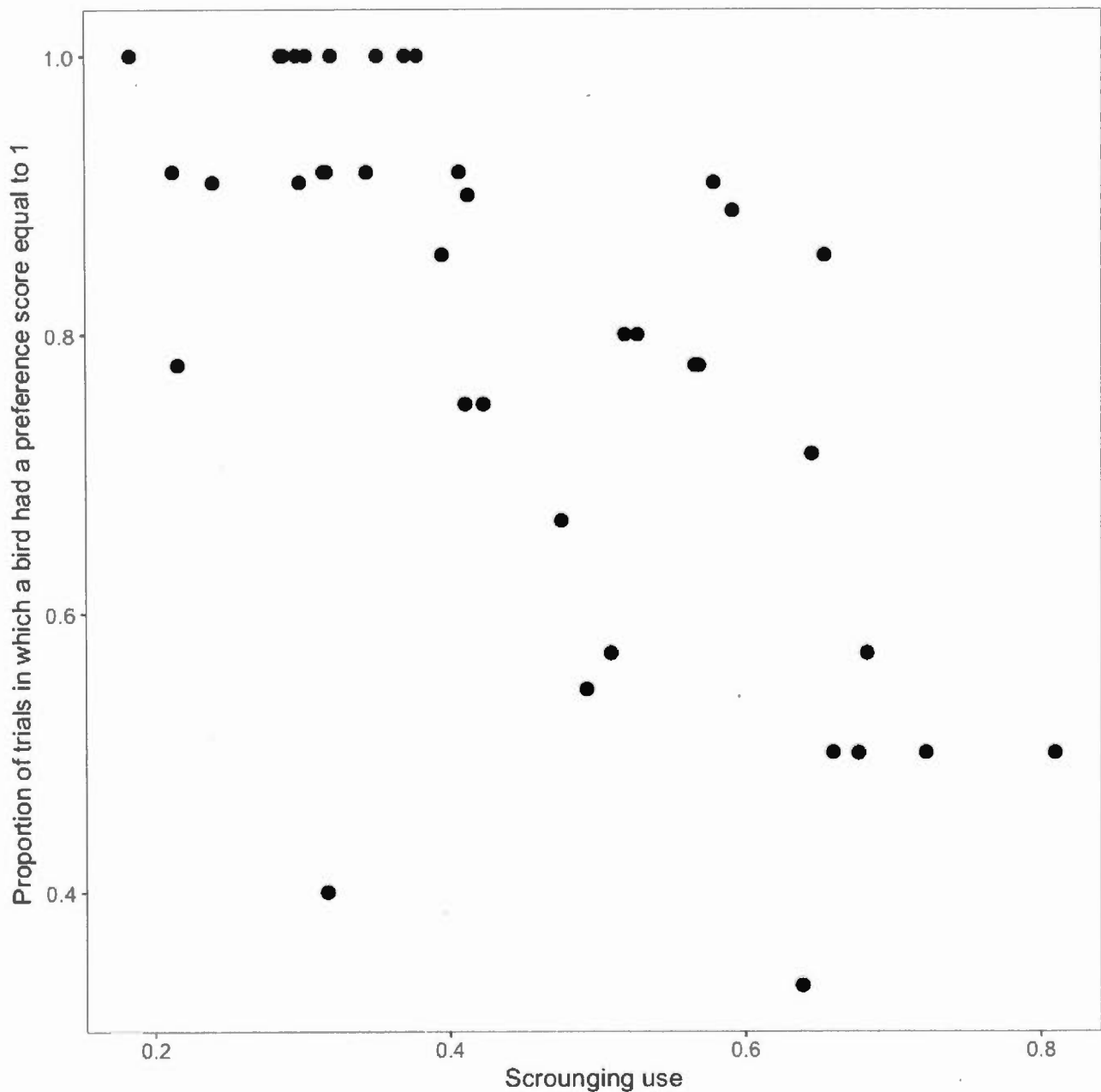


Figure 1.3: Effect of scrounging on preference score. Each point represents one bird. Use of scrounging is represented by the individual scrounging intercepts extracted from the GLMM analysis on the scrounging proportions. The y axis represents the proportion of trials in which the bird exhibited a preference score of 1. Trials in which the bird did not visit any patches as a scrounger or a producer were excluded.

The number of individuals that reached the criterion for having learned during the group learning phase was larger in the Slow treatment (Table 3, Fig.4). However, neither treatment nor its interaction with trial set affected that coefficient of variation of scrounging within flocks, and so both were excluded from the final model (Table 4). Moreover, the coefficient of variation of scrounging within a flock did not change over time (Table 4: Trial set).

Table 1.3: Final GLMM with binomial distribution for the number of individuals that learned during the group learning phase for 8 flocks of 5 *L. striata* (4 flocks in the Fast treatment and 4 flocks in the Slow treatment).

Fixed effects	Estimate \pm SE	Z	P
(Intercept)	1.03 \pm 0.52	1.98	0.048
Treatment	-0.92 \pm 0.69	-1.33	0.183
Random effects (Variance \pm SD): Flock intercept (0.00 \pm 0.00)			

N = 38. The response variable is the number of birds that had a preference score equal to 1 every time they were a focal bird during the last half of the group learning phase.

Table 1.4: Final LMM for the intra-flock coefficient of variation of scrounging use during the group learning phase for 8 flocks of 5 *L. striata* (4 flocks in the Fast treatment and 4 flocks in the Slow treatment). Treatment and its interaction with trial set were excluded during model selection using AIC.

Fixed effects	Estimate \pm SE	2.5 % – 97.5 %
(Intercept)	0.68 \pm 0.06	0.57 – 0.79
Trial set	0.02 \pm 0.04	-0.07 – 0.11
Random effects		Variance \pm SD
Flock (intercept)		0.02 \pm 0.14
Flock (slope with trial set)		0.01 \pm 0.10

N = 96. The response variable is the coefficient of variation of individual scrounging proportions on sets of 5 consecutive trials for each flock over the group learning phase (see methods for details).

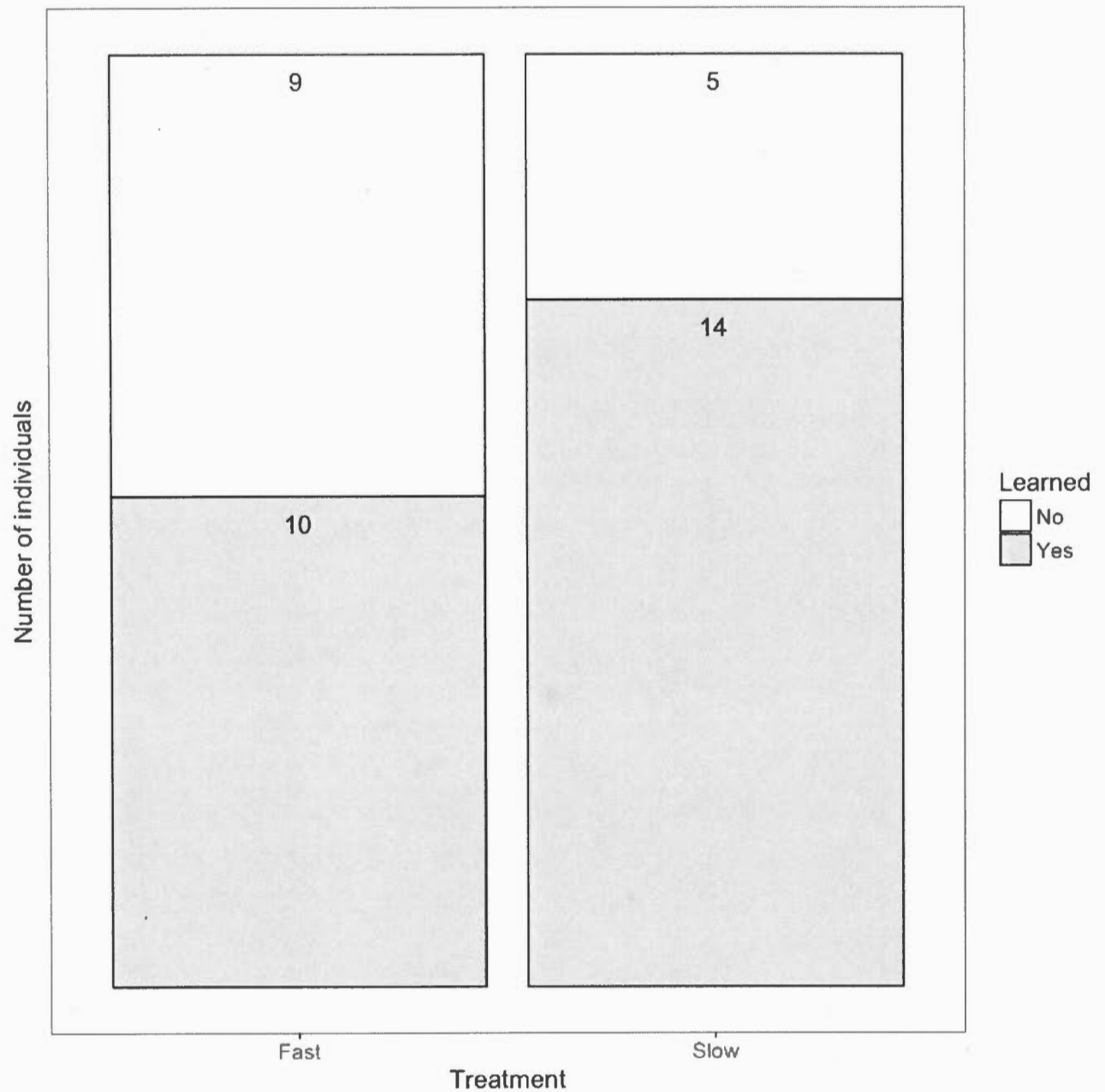


Figure 1.4: Number of birds that have learned (grey) or not (white) in the Fast and Slow treatments. Birds were categorized as having learned if they had a preference score equal to 1 every time they were a focal bird during the last half of the group learning phase.

1.4.2 Individual testing

The birds were visibly reluctant to engage in the individual testing phase. Of the 39 birds that participated in the group learning phase, only 29 met all criteria for inclusion in the individual test. Three of the 39 birds did not visit a single patch in the individual testing phase. Of the 36 remaining birds, only 29 visited the required minimum of 10 patches. Within these 29 birds there was also a large variation in how quickly they visited the 10 patches, with some doing so in a single trial while others required up to 6 trials (min = 1 trial, median = 3 trials, max = 6).

Neither treatment nor the proportion of scrounging use affected the color of the patches visited, and so both were excluded from the final model (Table 5). The birds decreased their preference for the rewarding color over time (Table 5). Individuals did not differ in their color preference (Table 5: Bird intercept) or in the change in preference over the course of the test (Table 5: Bird slope with patch).

Table 1.5: Final GLMM with binomial distribution for the color of the first 10 patches visited during the individual test for 29 *L. striata* (14 individuals in the Fast treatment and 15 individuals in the Slow treatment). Scrounging, treatment and its interactions with scrounging or patch, and the interaction between patch and scrounging were excluded during model selection using AIC.

Fixed effects	Estimate \pm SE	Z	P	
(Intercept)	2.71 \pm 0.48	5.61	< 0.001	
Patch	-0.14 \pm 0.06	-2.26	0.024	
Random effects	Variance \pm SD	LRT	d.f.	P
Bird (intercept)	0.76 \pm 0.87	1.29	1	0.257
Bird (slope with patch)	0.00 \pm 0.00	0	1	1
Flock (intercept)	0.27 \pm 0.52	0.39	1	0.531

N = 29. The response variable is the color of patch visited with 1 being the rewarding color and 0 the alternative color during the group learning phase.

1.5 Discussion

Our results do not support both our predictions made on the basis of the theory of frequency-dependent learning. Although the number of birds that learned in the Slow treatment was higher than in the Fast treatment, as the theory predicted, the difference between the two was not significant. Moreover, there was no treatment difference in the preference for the rewarding color during the individual testing phase. We cannot therefore support the prediction that fewer birds learn in the Fast treatment than in the Slow treatment. There was no evidence that the birds in the Fast treatment specialized more strongly on producer and scrounger tactics than those in the Slow treatment. We did not detect individual differences in the change in scrounging use over time and the intra-flock CV of scrounging use did not increase with time, suggesting that individuals were not increasing their specialization on producing or scrounging over the course of the group learning phase. Finally, the intra-flock CV of scrounging use was not higher in the Fast treatment than in the Slow treatment, suggesting that individuals did not specialize more within flocks in the Fast treatment than in the Slow treatment.

This lack of support for the predictions made by frequency-dependent learning can still be ascribed to a low statistical power with only 8 flocks of 5 birds. However, our experimental conditions met the assumptions of frequency-dependent learning theory in some cases. For instance, scrounging behavior had the expected negative effect on learning the food finding skill. Indeed, the individuals that scrounged more demonstrated a lower acquired preference for the rewarding color during the group learning phase. So, as would be expected, the scroungers learned the skill less. We found no evidence that scrounging affected the speed of skill acquisition. However, it did affect the acquired preference, preferences that are almost certainly the result of

learning rather than some pre-existing color preference given that we randomly assigned the rewarding color for each flock. That we could not document the actual dynamics of learning may be because the first birds to learn faster did so very early within the first five trials, such that our measure of an individual's preference on every fifth trial was too grainy to detect it.

We therefore conclude that individuals that scrounged more learned the association between color and reward less well, a result that is consistent with earlier studies (Giraldeau & Lefebvre, 1987; Giraldeau & Templeton, 1991; Lefebvre & Helder, 1997; Ilan *et al.*, 2013). This effect of scrounging on learning has also been reported by several studies using pairs of individually caged birds, with one tutor and one observer (Giraldeau & Lefebvre, 1987; Giraldeau & Templeton, 1991). One study examined the learning of a color preference while birds produced and scrounged within a foraging group, and found that the acquired preference was only correlated with prior foraging success when success while scrounging was excluded, suggesting that learning was the result of experience while producing, but not while scrounging (Ilan *et al.* 2013). Giraldeau and Lefebvre (1986) showed that only a few birds were able to learn the producing skill and it did not spread through the group. However, once those birds were removed, the others could learn the skill. They inferred that scrounging interfered with learning and their demonstration was based on individually caged tutor-observer pairs. In our study, we go one step further and demonstrate this relationship for the first time in birds that are engaged in producing and scrounging within a social group.

This negative relationship observed between scrounging and learning could be present because scrounging interferes with learning, as has been shown in several studies (Giraldeau & Lefebvre, 1987; Giraldeau & Templeton, 1991; Ilan *et al.*, 2013). Alternatively, individual differences in learning ability may influence strategy

choice. For example, the better learners in our experiment may have learned the association between color and reward and consequently been better rewarded for producing than poorer learners that did not learn the association. We would then expect the better learners to produce more and scrounge less than poorer learners, as found by Katsnelson *et al.* (2011; although see Keynan *et al.* 2015 who found that those individuals who scrounged more in one experiment were the first to learn a new foraging task in another). Finally, of course, it is possible that both mechanisms occur, and create a sort of feedback loop, with poorer learners scrounging more, and this causing them to be even less likely to learn the task.

However, given that we show that scrounging interfered with learning, how is it that we could not find the same relationship later, during the individual testing phase? In addition to our grainy data and to the lack of information on how quickly a color association gets extinguished in this species, the lack of effect during the individual testing phase is probably due to the uncomfortable situation of being tested singly. Lone birds were quite obviously affected by being separated from the others and this was reflected in their unwillingness to land and forage on the grid, with as many as 25% of the birds not visiting even the minimum 10 patches we required for inclusion in the analyses. Of those that did meet the criteria, there was still a large disparity between individuals in the number of patches visited (range 10-69). Even when controlling for this disparity by using only the 10 first patches produced, the differences in the way the birds responded to foraging solitarily likely added considerable noise to our data, potentially rendering any difference from the previous group learning phase undetectable in the individual testing phase. Therefore, we are not confident that the results from individual testing are reliable.

Our results provide evidence that, in addition to scrounging, other factors assumed by the frequency-dependent learning theory were also active in our flock tests. First,

learning was operating in our foraging tests; the birds learned to associate a color with the presence of food as evidenced by the increase in preference for the rewarding color over time. Moreover, some individuals learned more quickly than others, as shown by the significant differences in individual slopes for preference score over time in the group learning phase. Also, all birds scrounged from the discoveries of others and some birds consistently scrounged more than others, as shown by the significant differences in individual intercepts in scrounging. Despite meeting all these assumptions of the frequency-dependent learning theory, both of its predictions were not supported. Here, we present two potential explanations for this lack of support. First, the task we chose did not prevent birds that had not learned it from producing, it merely made those that learned the association more efficient producers. Indeed, birds that did not learn to prefer the rewarding color could still search in the patches at random and occasionally produce a patch by chance. A specific motor task that could be performed only by birds that had become proficient at using it to produce, such as removing covers from patches (Giraldeau & Lefebvre, 1986), might therefore increase the strength of frequency-dependent effects on learning. Second, social learning, that is learning from observing the action of others, might counteract the negative frequency-dependent effects on individual learning in a group (Giraldeau *et al.*, 1994; Giraldeau & Caraco, 2000). If the finches could learn socially the association between color and food reward, this might have reduced the impact of frequency-dependent learning.

In conclusion, although we found many of the components necessary for frequency-dependent learning operating within our flocks, we cannot support both predictions of the frequency-dependent learning theory. It is, however, possible that frequency-dependent learning effects would be stronger when motor skills are required to produce rather than a color association. It would be important therefore to replicate

the experiment using motor skills and subjects that are less disturbed by conditions of individual testing.

CONCLUSION

2.1. Notre contribution à la théorie de l'apprentissage fréquence-dépendant

Nos résultats ne fournissent pas un appui à l'hypothèse que nous avons formulé à savoir que le temps nécessaire à l'apprentissage d'une tâche influence les effets fréquence-dépendants sur l'apprentissage. En effet, nous n'avons pas trouvé de différence de traitement dans le nombre d'individus ayant appris. De plus, aucune différence entre les traitements en ce qui concerne la spécialisation pour les tactiques d'approvisionnement producteur et chapardeur. Néanmoins, nos données montrent que le chapardage a eu l'effet négatif attendu sur l'apprentissage de l'association couleur-nourriture. En effet, nous avons trouvé que les individus qui chapardaient le plus auraient moins bien appris l'association entre la couleur et la récompense puisqu'ils montraient le moins de préférence pour la couleur récompensée. Cet effet que le chapardage interfère avec l'apprentissage a déjà été observé précédemment dans des études utilisant des paires d'oiseaux composées d'un tuteur et d'un observateur (Giraldeau & Lefebvre, 1987; Giraldeau & Templeton, 1991). Cependant, contrairement aux études précédentes nous fournissons une démonstration convaincante que le chapardage interfère avec l'apprentissage individuel chez des individus qui s'approvisionnent activement en groupe.

Nous avons aussi observé des différences interindividuelles au niveau de l'acquisition de l'association telle que manifestée par une préférence pour la couleur récompensante. Le changement de l'intensité de l'expression de cette préférence pour la couleur récompensante variaient entre individus, ce qui suggère que l'apprentissage de l'association couleur-nourriture n'est pas homogène au sein des groupes. Ces

différences interindividuelles confortent la théorie de l'apprentissage fréquence-dépendant suggérant que l'apprentissage de certains individus ait nuit à celui des autres (Giraldeau, 1984). Mais ces différences interindividuelles ne sont pas nécessairement la conséquence de fréquence-dépendance, elles pourraient aussi être le résultat de différences interindividuelles de la capacité cognitive. Aussi il se peut qu'au sein d'un même groupe, les individus ne se comportent pas identiquement et suivent différentes stratégies (Dall *et al.*, 2004) qui pourraient les amener à acquérir des compétences particulières aux situations dans lesquels ils se trouvent. Pour savoir si ces différences observées sont dues à l'apprentissage fréquence-dépendant ou à des capacités cognitives différentes, il faudrait tester les individus sur plusieurs tâches successives. La théorie de l'apprentissage fréquence-dépendant prédirait que les premiers individus à apprendre une tâche ne seraient pas les mêmes d'une tâche à l'autre tandis que la théorie des capacités cognitives différentes prédirait que ce serait toujours les mêmes individus qui apprennent en premier. Quelle que soit la théorie derrière ces différences interindividuelles, le groupe ne serait pas une structure propice à un apprentissage unique et semblable pour tous les membres mais plutôt une structure favorisant l'expression de différences interindividuelles.

2.2. Implications pour les études futures

La tâche que nous avons choisie pour nos moineaux était d'apprendre à associer une couleur à une récompense de nourriture. Un individu qui n'avait pas appris l'association pouvait donc quand même chercher et trouver de la nourriture en visitant des parcelles au hasard. Une tâche qui empêcherait les individus de réussir sans avoir appris, comme par exemple une tâche motrice où il faudrait retirer des couvercles sur des parcelles (Giraldeau & Lefebvre, 1986) pour les découvrir, aurait pu renforcer les effets fréquence-dépendants sur l'apprentissage, car les individus qui

n'auraient pas appris la tâche auraient été incapables de manger autrement qu'en chapardant les découvertes des autres ou en apprenant la tâche eux-mêmes.

Nous avons utilisé très peu de graines par parcelle afin de permettre un plus grand nombre d'essais avant la satiation. À cause de cela, cependant, le temps de chapardage était court et n'a peut-être pas suffisamment contribué à réduire le temps disponible à l'exploration et donc l'apprentissage éventuel des individus. Les modèles producteur-chapardeur de Vickery *et al.* (1991) et de Beauchamp et Giraldeau (1996) montrent que l'augmentation du nombre de graines par parcelle favorise plus de chapardage au sein d'un groupe. Il faudrait sans doute à l'avenir utiliser des parcelles contenant une plus grande quantité de graines afin d'augmenter le temps que passera un individu à chaparder une parcelle. Ainsi, on pourrait renforcer l'effet négatif du chapardage sur l'apprentissage des individus en diminuant davantage le temps dédié à la recherche de nourriture pour tous ces chapardeurs. Enfin, nous avons aussi observé de grandes différences de comportement entre nos deux tests. Alors que les individus descendaient s'approvisionner sur la planche sans aucun problème durant le test en groupe, les individus ont été très perturbés de descendre seuls sur cette même planche lors du test individuel et finalement, un quart des individus n'a pas pu être utilisé dans nos analyses. Il est possible que le degré de socialité de l'espèce que nous avons choisi était tel qu'elle se prêtait mal aux manipulations qui exigeaient des individus qu'ils s'alimentent seuls sur la planche. Peut-être faudrait-il à l'avenir tenir compte de la socialité des espèces utilisées dans ces études et s'assurer qu'elles tolèrent mieux l'état solitaire.

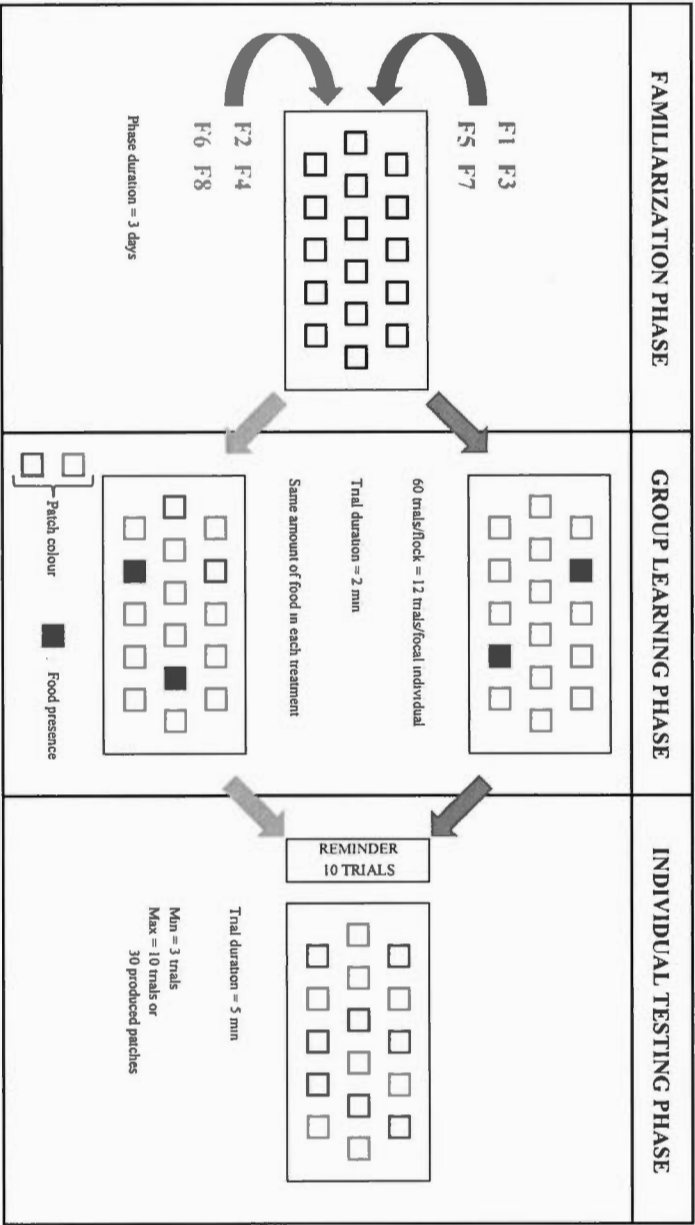
Aussi, comme énoncé plus haut, il serait intéressant d'utiliser différents dispositifs pour savoir quelle théorie (apprentissage fréquence-dépendant ou capacités cognitives différentes) expliquent le mieux les différences interindividuelles que l'on observe. Pour ce faire, nous allons détailler l'expérience que nous pourrions envisager pour

trancher entre ces deux théories. Nous pourrions utiliser trois différents types de parcelles ou de dispositifs contenant de la nourriture dont chacun permet la découverte de nourriture à partir d'un acte moteur distinct. On placerait plusieurs exemplaires d'un premier dispositif dans une grande volière et noterions après un nombre donné d'essais, quels individus apprennent à ouvrir ces dispositifs. Ensuite, on reprendrait ces mêmes individus et on les mettrait dans une situation où seuls plusieurs exemplaires du deuxième dispositif sont présents. Après le même nombre d'essais nous noterions pour ce deuxième traitement quels individus ont appris à ouvrir ces dispositifs. Puis on répéterait avec un troisième dispositif. La théorie de l'apprentissage fréquence-dépendant nous amènerait à prédire que pour chaque traitement, seuls quelques individus réussiraient à ouvrir les dispositifs et que ces individus ayant appris différeraient entre les trois traitements. Ceux qui n'auront pas réussi à ouvrir les dispositifs dans un traitement chaparderaient mais pourraient apprendre à ouvrir les autres types de dispositifs dans les traitements suivants. En plaçant les individus dans un environnement contenant les trois dispositifs on verrait alors émerger un pool de compétences. A contrario, la théorie des capacités cognitives différentes nous amènerait à prédire que les individus ayant appris à ouvrir les dispositifs seraient sensiblement les mêmes d'un dispositif à l'autre. Ainsi, l'utilisation de différents dispositifs requérant différentes méthodes d'ouverture aurait le potentiel de montrer que l'apprentissage des individus est fréquence-dépendant et qu'un pool de compétences peut en émerger.

En conclusion, notre travail aura permis de démontrer en partie l'importance du contexte social dans l'étude de l'apprentissage individuel des animaux. En effet, nous n'avons pas trouvé d'appui aux effets négatifs fréquence-dépendants des individus les uns sur les autres. Cependant nos expériences indiquent que les ingrédients nécessaires à l'apprentissage fréquence-dépendant étaient présents puisque nous avons trouvé des différences interindividuelles dans l'acquisition de la préférence

pour la couleur récompensante et que le chapardage a eu l'effet négatif escompté sur l'apprentissage des individus.

ANNEXES



3.1 Annex A: Experimental design.

Week	1	2	3	4	5	6	7	8
Treatment	Fast	Slow	Fast	Slow	Fast	Slow	Fast	Slow
Flock	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8
Rewarding color	Blue	Blue	Green	Grey ¹	Blue	Blue	Green	White ²
Alternate color	Green	Green	Blue	White ²	Green	Green	Blue	Grey ¹

3.2 Annex B: Treatment schedule: Fast: Continuous reinforcement, Slow: Partial reinforcement.
¹Initially Green, ²Initially Blue.

RÉFÉRENCES

- Afshar, M., & Giraldeau, L.-A. (2014). A unified modelling approach for producer-scrounger games in complex ecological conditions. *Animal behaviour*, 96, 167-176.
- Barnard, C. J., & Sibly, R. M. (1981). Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, 29, 543-555.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
- Beauchamp, G., & Giraldeau, L.-A. (1996). Group foraging revisited: information sharing or producer-scrounger game? *American naturalist*, 148, 738-743.
- Beauchamp, G., & Giraldeau, L.-A. (1997). Patch exploitation in a producer-scrounger system: test of a hypothesis using flocks of spice finches (*Lonchura punctulata*). *Behavioral ecology*, 8(1), 54-59.
- Beauchamp, G., & Kacelnik, A. (1991). Effects of the knowledge of partners on learning rates in zebra finches *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 41(2), 247-253.
- Bednekoff, P. A., & Lima, S. L. (1998). Randomness, chaos and confusion in the study of antipredator vigilance. *Trends in ecology and evolution*, 13(7), 284-287.
- Blumstein, D. T., & Daniel, J. C. (2007). *Quantifying behavior the JWatcher way*. Sinauer Associates Incorporated.
- Bolker, B., & R Development Core Team. (2016). bblme: tools for general maximum likelihood estimation. R package version 1.0.18.
- Boogert, N. J., Reader, S. M., & Laland, K. N. (2006). The relation between social rank, neophobia and individual learning in starlings. *Animal Behaviour*, 72, 1229-1239.
- Caraco, T., & Giraldeau, L.-A. (1991). Social foraging: producing and scrounging in a stochastic environment. *Journal of theoretical biology*, 153, 559-583.
- Clark, C. W., & Mangel, M. (1984). Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *American naturalist*, 123, 626-641.
- Courant, S., & Giraldeau, L. A. (2008). Conspecific presence makes exploiting cryptic prey more difficult in wild-caught nutmeg mannikins. *Animal Behaviour*, 75, 1101-1108.
- Dall, S. R., Houston, A. I., & Mc Namara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology letters*, 7(8), 734-739.

- Drapier, M., Addessi, E., & Visalberghi, E. (2003). The response of tufted capuchin monkeys (*Cebus paella*) to food flavored with familiar and novel odor. *International journal of primatology*, 24, 295-315.
- Eisner, E. (1960). The biology of the Bengalese finch. *American ornithologists' union*, 77(3), 271-287.
- Fretwell, S. D., & Lucas, H. L. (1970). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta biotheoretica*, 19(1), 16-36.
- Galef, B. G., & Wigmore, S. W. (1983). Transfer of information concerning distant foods: a laboratory investigation of the "information-centre" hypothesis. *Animal behaviour*, 31, 748-758.
- Giraldeau, L.-A. (1984). Group foraging: the skill pool effect and frequency-dependent learning. *The American Naturalist*, 124(1), 72-79.
- Giraldeau, L.-A. (2005). Chapitre 6 : Approvisionnement social. Dans É. Danchin, L.-A. Giraldeau, & F. Cézilly, *Écologie comportementale : cours et questions de réflexion* (pp. 149-170). Paris: Dunod Éditeur.
- Giraldeau, L.-A., & Caraco, T. (2000). *Social foraging theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Giraldeau, L.-A., & Lefebvre, L. (1986). Exchangeable producer and scrounger roles in a captive flock of feral pigeons: a case for the skill pool effect. *Animal Behaviour*, 34, 797-803.
- Giraldeau, L.-A., & Lefebvre, L. (1987). Scrounging prevents cultural transmission of food-finding behavior in pigeons. *Animal Behaviour*, 35, 387-394.
- Giraldeau, L.-A., & Templeton, J. J. (1991). Food scrounging and diffusion of foraging skills in pigeons, *Columbia livia*: the importance of tutor and observer rewards. *Ethology*, 89, 63-72.
- Giraldeau, L.-A., Caraco, T., & Valone, T. J. (1994). Social foraging: individual learning and cultural transmission of innovations. *Behavioral Ecology*, 5, 35-43.
- Giraldeau, L.-A., Soos, C., & Beauchamp, G. (1994). A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata*. *Behavioral ecology and sociobiology*, 34, 251-256.
- Hamilton, W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of theoretical biology*, 31, 295-311.
- Ilan, T., Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M. W., & Lotem, A. (2013). The role of beginner's luck in learning to prefer risky patches by socially foraging house sparrows. *Behavioral Ecology*, 24(6), 1398-1406.
- Jenkins, W. O., & Stanley, J. C. (1950). Partial reinforcement: a review and critique. *Psychological Bulletin*, 47(3), 193-234.
- Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M. W., & Lotem, A. (2011). Individual-learning ability predicts social-foraging strategy in house sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 278, 582-589.

- Keynan, O., Ridley, A. R., & Lotem, A. (2015). Social foraging strategies and acquisition of novel foraging skills in cooperatively breeding Arabian babblers. *Behavioral ecology*, 26(1), 207-214.
- Keynan, O., Ridley, A. R., & Lotem, A. (2016). Task-dependent differences in learning by subordinate and dominant wild arabian babblers. *Ethology*, 122, 399-410.
- Le Bœuf, B. J. (1974). Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American zoologist*, 14, 163-176.
- Lefebvre, L., & Helder, R. (1997). Scrounger numbers and the inhibition of social learning in pigeons. *Behavioural Processes*, 40(3), 201-207.
- Maynard Smith, J. (1984). Game theory and the evolution of behaviour. *Behavioral and brain sciences*, 7, 95-125.
- Nicholson, A. J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Australian journal of zoology*, 2, 9-65.
- Pinheiro, J. C., & Bates, D. M. (2000). *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer.
- Pulliam, R. H., & Caraco, T. (1985). Living in groups: is there an optimal group size? (J. R. Krebs, & N. B. Davies, Eds.) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, pp. 122-147.
- R Core Team. (2016). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Seki, Y., & Okanoya, K. (2008). Sex differences in audiovisual discrimination learning by Bengalese finches (*Lonchura striata* var. *domestica*). *Journal of Comparative Psychology*, 122(1), 26-34.
- Shettleworth, S. J. (2010). Clever animals and killjoy explanations in comparative psychology. *Trends in Cognitive Sciences*, 14(11), 477-481.
- Sol, D., Santos, D. M., Garcia, J., & Cuadrado, M. (1998). Competition for food in urban pigeons: the cost of being juvenile. *American ornithological society*, 100(2), 298-304.
- Svanberg, I. (2008). Towards a cultural history of the Bengalese finch (*Lonchura domestica*). *Der Zoologische Garten*, 77(5), 334-344.
- Templeton, J. J. (1998). Learning from others' mistakes: a paradox revisited. *Animal Behaviour*, 55, 79-85.
- Templeton, J. J., & Giraldeau, L.-A. (1996). Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behavioral ecology and sociobiology*, 38, 105-113.
- Thorndike, E. L. (1911). *Animal intelligence*. New York: Macmillan.
- Valone, T. J. (1989). Group foraging, public information, and patch estimation. *Oikos*, 56, 357-363.
- Vickery, W. L., Giraldeau, L.-A., Templeton, J. J., Kramer, D. L., & Chapman, C. A. (1991). Producers, scroungers, and group foraging. *The American Naturalist*, 137(6), 847-863.

- Webster, S., & Lefebvre, L. (2000). Neophobia in the Lesser-Antillean bullfinch, a foraging generalist, and the bananaquit, a nectar specialist. *The Wilson Bulletin*, 112, 424-427.
- Whiten, A. (1998). Imitation of the sequential structure of actions by chimpanzees (Pan troglodytes). *Journal of comparative psychology*, 112(3), 270-281.